

Über Optimierungsstrategien des Basidiomycetenhymenophors: Morphologisch-phylogenetische Aspekte

R. PÖDER

Institut für Mikrobiologie, Universität Innsbruck, Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Österreich

Summary: – Theoretical models are used to demonstrate stereometrical regularities of different hymenophoral structures of basidiomycetes. The optimization of surface increase in relation to the expenditure of material appears to be realized best by the gill system. Some phylogenetical aspects are discussed.

Einleitung

Seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wird von den Systematikern die Bedeutung der Phylogenie im Rahmen der Entwicklung eines „natürlichen Systems“ erkannt. Ein solches System müßte verwandtschaftliche Beziehungen und Entwicklungslinien darstellen und erklären. 1952 schreibt NEUHOFF, daß sich die gegenwärtige Systematik „noch mitten auf dem Wege“ zu diesem Ziel befindet. Diese Aussage scheint nicht an Aktualität verloren zu haben. Eine Übersicht über die historische Entwicklung des Systems der Agaricales, basierend auf anatomischen, embryologischen und biochemischen Untersuchungen, geben NEUHOFF (1952), SINGER (1975) und andere.

In einer zeitgemäßen Evolutionstheorie liefert der Energieverbrauch der Organismen einen entscheidenden Aspekt. Evolution wird als Prozeß der Optimierung und Ökonomisierung von lebenden Systemen dargestellt. Biologische Formbegründung und -beschreibung sollte auf dem festen Boden der Physik stehen. Umkonstruktionen und Funktionsänderungen als Folge stammesgeschichtlicher Entwicklung müssen rekonstruiert und in Theorien erklärt werden. Eine solche Entwicklung ist durch die bloße Beschreibung von Fossilien und heutigen Formenreihen nicht ablesbar. Ökonomisierung ist die notwendige Folge des Wettstreites um ein begrenztes Nahrungsangebot und steht im Zentrum des Evolutionsgeschehens. Dieser energetische Aspekt läßt keine für die Selektion neutrale Struktur zu. Entgegen einer „Vervollkommnungsideologie“ ... „gibt es also weder Höherentwicklung und Fortschritt noch Degeneration und Rückschritt, sondern nur Selektionszwang“ (GUTMANN & BONIK, 1981). Dieselben Autoren seien hier nochmals zitiert: „Allmählicher Wandel bedeutet, daß die Vorläufersysteme und die

Umweltbedingungen den weiteren Fortgang bestimmen und daß die späteren Konstruktionen durch die früheren vorbedingt sind, wobei diese Vorbedingungen in konstruktiven Begriffen formuliert werden können. Rekonstruktion muß über funktionsfähige Zwischenstadien führen, wobei der Wandel als Leistungsverbesserung, Anpassung und Ökonomisierung zu begründen ist“.

Zahlreiche Diskussion – vor allem mit M. MOSER – zeigten, daß dieser Betrachtungsweise in der mykologischen Systematik noch wenig Aufmerksamkeit geschenkt wird. MOSER (1980, persönl. Mitteilung) sieht unter anderem die Reduktion sterilen Fruchtkörpergewebes innerhalb der Agaricales s. l. als Ausdruck von Ökonomisierung und Optimierung stammesgeschichtlicher Entwicklung. Entsprechend detaillierte morphometrische Untersuchungen, die zu einem besseren Verständnis der Formenreihen führen sollten, fehlen weitgehend.

Eine Ausnahme stellen die Arbeiten BULLERS (1909) dar. „The various forms of fruit-bodies may be explained in their evolutionary aspect on the supposition that a chief factor in their survival has been the advantage arising from the production of a relatively large number of spores with a relatively small expenditure of fruit-body material and energy“. In seinen „Researches on Fungi“ folgen dem Zitat Berechnungen der Oberflächenvergrößerung durch Lamellen und Tubuli, gestützt auf geschätzte bzw. planimetrisch erhobene Daten.

In der vorliegenden Arbeit werden anhand theoretischer Modelle Gesetzmäßigkeiten verschiedener Hymenophorstrukturen dargestellt und deren Leistungsfähigkeit vergleichend aufgezeigt. Der Leistungsvergleich basiert auf Oberflächenvergrößerung und Materialverbrauch der jeweiligen Strukturen, wobei limitierende Faktoren mechanisch-physiologischer Natur berücksichtigt wurden.

I. Die Lamellensymmetrie

Das den allgemeinen Formeln für Oberflächenvergrößerung und Volumverbrauch zugrunde liegende Modell wurde möglichst einfach gestaltet (Abb. 1, 2). Die Lamellen werden als Quader betrachtet und die Bildung primärer, sekundärer und tertiärer Zwischenlamellen (l_1 , l_2 und l_3) berücksichtigt. Es wurde angenommen, daß die jeweils neu eingeführten Lamellen die vorhergehenden in ihrem „Ursprung“ berühren. Das Hymenium überzieht die Lamellen und die verbleibende Hutgrundfläche. Die Lamellen berühren den Stiel. Die Anzahl ist durch ihre Dicke und den Stielumfang definiert. Die vereinfachende Annahme quaderförmiger Lamellen ist deshalb erlaubt, da prinzipiell alle auftretenden Formen in solche transfor-

miert werden können. Abweichungen von dieser Modellform ändern zwar stark ihr Volumen, nicht jedoch ihre Oberfläche. Abb. 1 b stellt eine solche, stark idealisierte Abweichung dar. Der dreieckige Querschnitt und Grundriß bewirken eine 75%ige Volumersparnis bei vernachlässigbarem Oberflächenverlust. Daß eine tatsächliche Tendenz zu dieser Lamellenform besteht, kann in situ nachgeprüft werden. Mögliche Ursachen hierfür werden weiter unten diskutiert.

1. Oberfläche

Die Gesamtoberfläche (F) wird durch folgende allgemeine Form (1 a) dargestellt:

$$F/r^2 = (b^2-1) \pi + \frac{2h(b-1)2\pi}{x} + \overbrace{\frac{2h(b-2)2\pi}{x}}^{l_1} + \overbrace{\frac{2h(b-4)4\pi}{x}}^{l_2} + \overbrace{\frac{2h(b-8)8\pi}{x}}^{l_3} \quad (1a)$$

Um die Formel nicht zu komplizieren, wurde r (= Stielradius absolut) gleich 1 gesetzt. b bedeutet R/r (R = Hutradius absolut), h die Lamellenbreite und x die Lamellendicke.

Die in der Formel mit l_1 , l_2 und l_3 bezeichneten Ausdrücke können entsprechend der Komplexität des jeweiligen Systems wahlweise verwendet werden. Die Länge der Zwischenlamellen beträgt $R-2r$ für l_1 , $R-4r$ (l_2) und $R-8r$ (l_3). Durch diese Anordnung berühren die lamellulae und ihrem „Ursprung“ die vorhergehenden. Bereits hier wird eine Eigenschaft des Lamellensystems deutlich: Zwischenlamellen können nur eingeführt werden, wenn das Verhältnis Hutradius/-Stielradius (= b) eine bestimmte Größe erreicht hat. So können beispielsweise tertiäre lamellulae erst bei ≥ 8 vorkommen.

Die Oberflächenvergrößerung (X) wird in Formel (1b) als Vielfaches der gesamten Hutgrundfläche (einschließlich des Stielquerschnittes) dargestellt.

$$X = 1 + \frac{4(8; 16; 32) a}{b} - \frac{4(12; 44; 172) a}{b^2} - \frac{1}{b^2} \quad (1b)$$

Die Werte in Klammern stehen für die jeweilige Generation von Zwischenlamellen. So muß z. B. 32 a bzw. 172 a für ein System mit l_3 im Zähler stehen. $a = h/x$.

Daß sich X proportional zu a , also mit der Lamellenbreite und -dicke ändert, ist trivial. Den entscheidenden Faktor für die Ober-

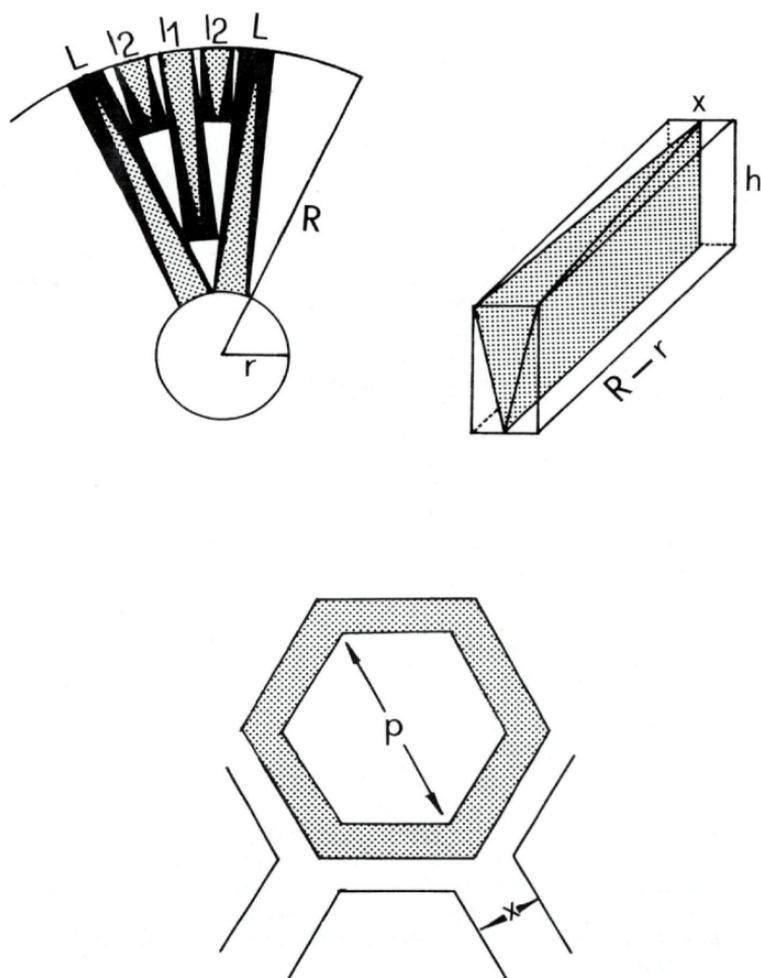


Abb. 1: Lamellenmodell mit primären und sekundären Zwischenlamellen. – Abb. 2: Von der Modellannahme abweichende Lamellenformen, stark idealisiert. Erläuterungen im Text. – Abb. 3: Röhregrundriß. Erläuterungen im Text.

flächenmaximierung stellt b bzw. die Relation R/r dar. Durch die Ableitung von (1b) nach b erhält man den für jede Lamellengeneration optimalen Wert (1c).

$$b = 2 (3; 5,5; 10,75) + \frac{1}{2} \left(\frac{1}{4}; \frac{1}{8}; \frac{1}{16} \right) \frac{1}{a} \quad (1c)$$

Die in Klammern angeführten Werte stehen für die jeweilige Lamellengeneration. Der durch Unterstreichung gekennzeichnete Ausdruck kann vernachlässigt werden.

In Abb. 4 wird die Entwicklung der Oberflächenvergrößerung für jede Lamellengeneration bei einem variablen b dargestellt, wobei eine konstante Lamellenbreite von 1 cm und eine konstante Dicke von 0,2 mm angenommen wurde ($a = 50$). Ebenfalls konstant bleibt der Stielradius (1 cm).

Der Kurvenverlauf zeigt, daß bereits die Einführung sekundärer Zwischenlamellen bei einem optimalen b von 5,5 (vgl. (1c)) nahezu dieselbe Oberflächenvergrößerung wie l_3 bewirkt (97,7%!). Die größte Steigerung wird durch die Einführung primärer Zwischenlamellen erreicht. Die Ausbildung quartärer lamellulae kann keinen weiteren Oberflächengewinn bringen und würde einen statisch „unmöglichen“ Fruchtkörper voraussetzen. Solche Zwischenlamellen wären nur dann sinnvoll, wenn die Lamellen – entgegen der Modellannahme – am Stiel entfernt stünden. Dazu folgendes Beispiel: Verändert man das Modell, indem man nur die halbe Lamellenanzahl am Stiel annimmt, also eine Lamellendicke Abstand läßt, sich wiederum ein Lamellensystem „entwickeln“, das die ursprüngliche Oberfläche (minus ca. 1%) erzeugt. Der Ausgleich kommt durch die nun längeren Zwischenlamellen und die Einführung einer weiteren Generation lamellulae zustande.

Auf die zahlreichen in der Natur vorkommenden Abwandlungen kann hier nicht weiter eingegangen werden. Unserer Meinung nach wird jedoch die Aussagekraft des vorliegenden Modells durch diese Variabilität im wesentlichen nicht vermindert.

Die Optimierung dieser Symmetrie kann nur bis zur Erreichung eines minimalen Sicherheitsabstandes zwischen den Lamellen erfolgen, der eine erfolgreiche Sporenabschleuderung garantiert. BULLER (1909) gibt für *Agaricus campestris* einen solchen Mindestabstand mit 0,2 mm an.

Mit abnehmender Lamellendicke nimmt ihre Anzahl zu und ein Mindestabstand wird rasch erreicht. Der in situ mehr oder weniger dreieckige Querschnitt von Lamellen und ihr von einem Rechteck abweichender Grundriß (vgl. Abb. 2) stellen unserer Meinung nach unter anderem eine Anpassung an dieses „Abstandsproblem“ dar. Von der idealisierten Darstellung abweichend, kann man zusätzlich

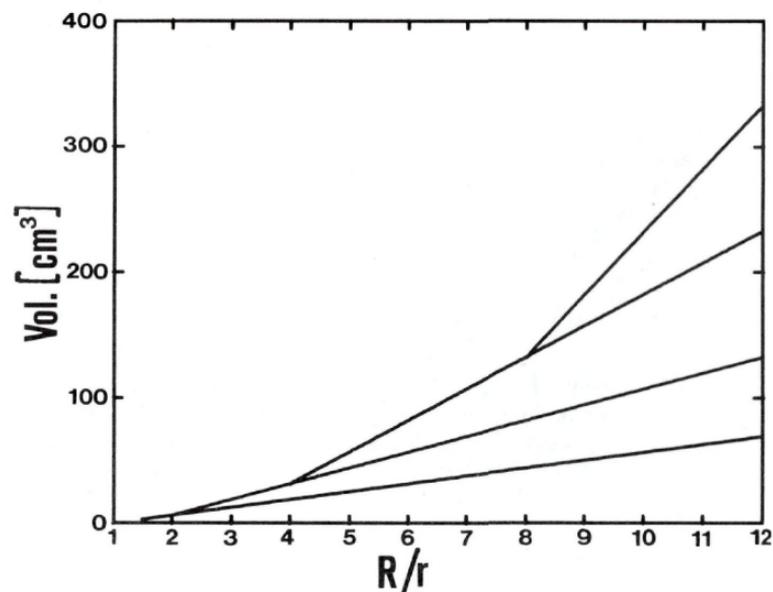
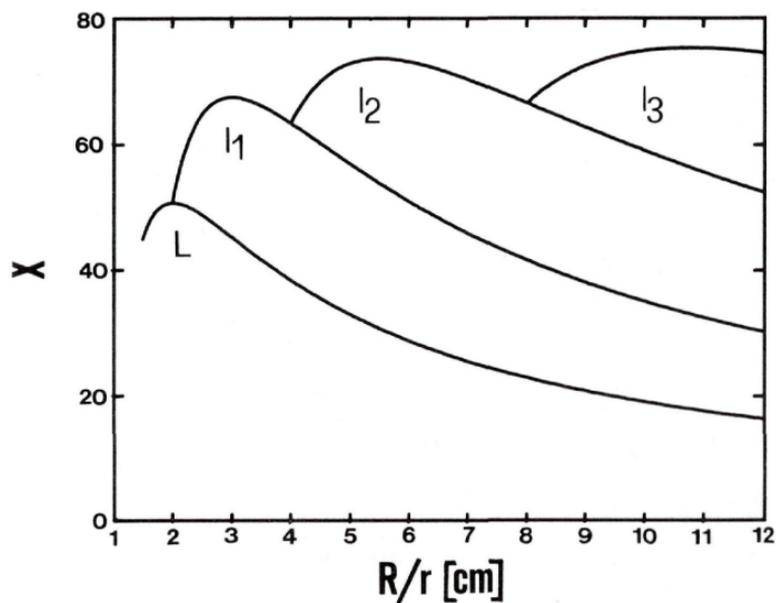


Abb. 4: Entwicklung der Oberflächenvergrößerung X für die verschiedenen Lamellengenerationen bei einem variablen Hut-/Stielradius ($R/r = b$). Erläuterungen im Text. – Abb. 5: Volumsverbrauch entsprechend der in Abb. 4 dargestellten Oberflächenvergrößerung.

eine Volumensparnis von mindestens 30% schätzen, wobei kaum Oberfläche verloren geht.

2. Volumen

Unter Annahme quaderförmiger Lamellen wird der Volumensverbrauch in allgemeiner Form wie folgt dargestellt (2a–d):

$$V_I/r^2 = 2\pi h (b-1) \quad (2a)$$

$$V_{11}/r^2 = 2\pi h (2b-3) \quad (2b)$$

$$V_{12}/r^2 = 2\pi h (4b-11) \quad (2c)$$

$$V_{13}/r^2 = 2\pi h (8b-43) \quad (2d)$$

Der in Abb. 5 dargestellten Volumsentwicklung liegen die Parameter der Oberflächenvergrößerung zugrunde ($x = 0,2$ mm; $h = 1$ cm; $r = 1$ cm; $b =$ variabel).

II. Das tubuläre Hymenophor

„Tubulär“ wird hier im weitesten Sinn verstanden. Als Röhrengrundfläche wurde ein regelmäßiges Sechseck gewählt (vgl. Abb. 3), um eine optimale Besetzung der gegebenen Grundflächen zu erreichen. (Durch „echte“ Zylinder sinkt die Besetzungsquote auch bei einer dichten Packung erheblich.) Das Hymenium überzieht die Röhreninnen- und Röhregrundflächen.

1. Oberfläche

Analog zum Lamellenmodell wird die Oberflächenvergrößerung auf die gesamte Hutgrundfläche bezogen, wobei x die Wanddicke, h die Röhrentiefe und d den Porendurchmesser bzw. die „lichte Weite“ bedeuten (3a).

$$X = \frac{R^2 - r^2}{R^2} \cdot \frac{d^2 \left(1 + \frac{8h}{d\sqrt{3}}\right)}{\left(d + \frac{2x}{\sqrt{3}}\right)^2} \quad (3a)$$

Eine Gewichtung der Variablen, auf deren mathematische Grundlagen hier nicht näher eingegangen werden soll, läßt erkennen, daß das Verhältnis Röhrentiefe zu Porendurchmesser (h/d) den stärksten Einfluß auf die Oberflächenvergrößerung hat. Leitet man (3a) nach d ab, so erhält man den optimalen Porendurchmesser:

$$d = \frac{-ab}{2a - b} \quad \text{wobei } a = \frac{2x}{\sqrt{3}} \quad \text{und } b = \frac{8h}{\sqrt{3}} \quad (3b)$$

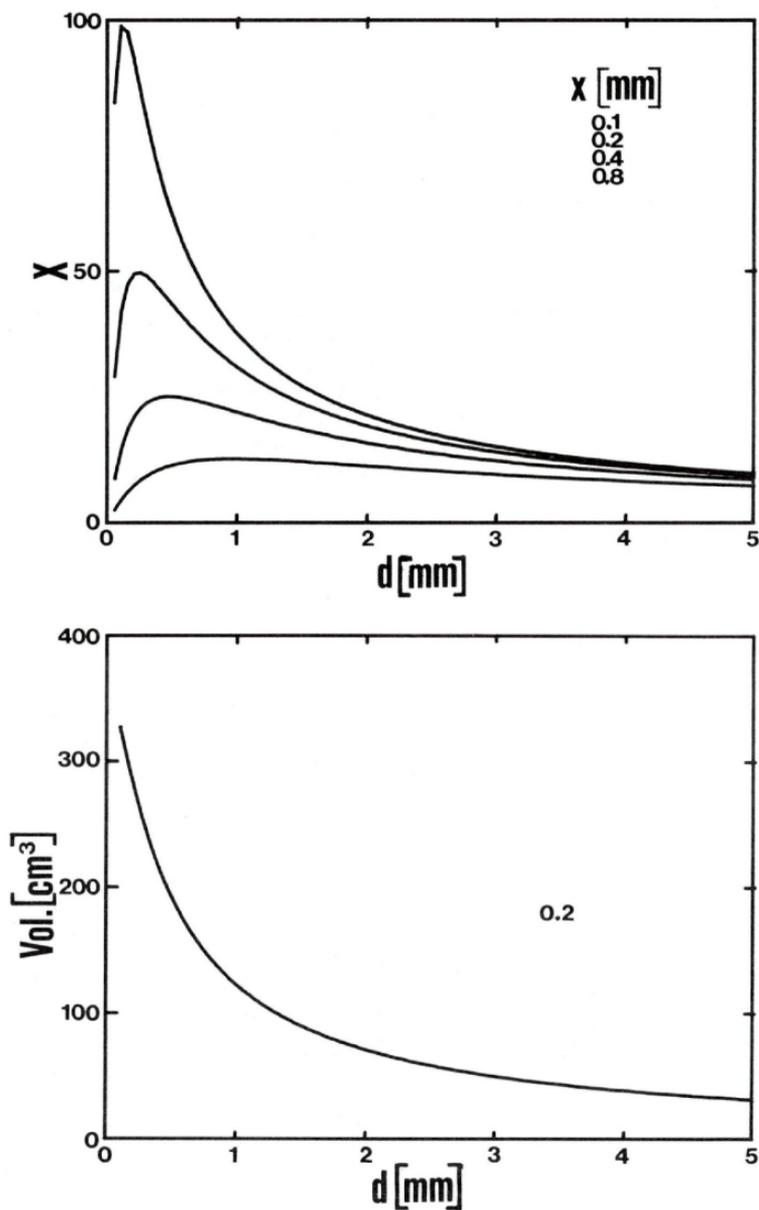


Abb. 6: Entwicklung der Oberflächenvergrößerung bei variablem Porendurchmesser für verschiedene Wandstärken ($R = 10,75$ cm; $r = 1$ cm). Erläuterungen im Text. – Abb. 7: Der Oberflächenvergrößerung entsprechender Volumsverbrauch für die Wandstärke 0,2 mm.

So erläßt sich z. B. errechnen, daß bei einer gegebenen Wandstärke von 0,2 mm und einer Röhrentiefe von 1 cm ein Porendurchmesser von 0,23 mm die maximale Oberflächenvergrößerung liefert.

In Abb. 6 wird die Entwicklung der Oberflächenvergrößerung bei einem variablen Porendurchmesser für vier verschiedene Wandstärken gezeigt ($h = 1$ cm). Besonders bemerkenswert dabei ist, daß mit der fortschreitenden Oberflächenvergrößerung ein zunehmend schmalerer Bereich für einen optimalen Porendurchmesser zur Verfügung steht. Abweichungen davon um Bruchteile eines Millimeters führen bereits zu enormen Oberflächenverlusten! Das optimale Verhältnis von Porendurchmesser zu Wandstärke (d/x) liegt durchschnittlich bei 1,2. Mit zunehmender Porenweite wird die Oberflächenvergrößerung für alle Wandstärken minimal. Auch hier sind der Optimierung durch den für die Sporenabschleuderung notwendigen Sicherheitsabstand Grenzen gesetzt. Daß diesen theoretischen Gesetzen in der Praxis des Fruchtkörperbaues weitgehend entsprechen wird, kann z. B. an Arten der Gattungen *Fomes*, *Phellinus*, etc. nachgeprüft werden.

2. Volumen

$$\text{Allgemeine Formel: } V = (R^2 - r^2) h \pi \left[1 - \left(\frac{d}{2x} \right)^2 \right] \quad (4)$$

$$d + \frac{\sqrt{3}}{3}$$

In Abb. 7 ist der Volumsverbrauch entsprechend der Oberflächenentwicklung bei einer Wandstärke von 0,2 mm dargestellt (vgl. Abb. 6). Um einen direkten Leistungsvergleich zu ermöglichen, wurden für die Berechnungen die optimalen Fruchtkörperabmessungen der Lamellensymmetrie mit tertiären lamellulae verwendet ($R = 10,75$ cm; $r = 1$ cm).

III. Das hydnoide Hymenophor

Das Modell beruht auf der Annahme dicht gepackter, kegelförmiger Stacheln. Eine dichte Packung erreicht man, wenn eine gegebene Grundfläche in ein Quadrat transformiert und dessen Seite durch den Durchmesser einer Kegelgrundfläche dividiert wird. Die allgemeinen Formeln für Oberflächenvergrößerung und Volumen lauten: r_k = Kegelradius; s = Kegelseite

$$X = \frac{(R^2 - r^2) \pi s}{4r_k R^2} \quad (5a)$$

$$V = \frac{(R^2 - r^2) \pi^2 h}{12} \quad (5b)$$

Die Berechnungen für einen analog den vorhergehenden Beispielen in Hut und Stiel gegliederten Fruchtkörper ($R = 10,75$ cm; $r = 1$ cm; $h = 1$ cm) ergeben eine weitaus geringere Oberflächenvergrößerung. Sie beträgt z. B. bei einem Kegeldurchmesser von 1 mm nur ca. 30% des tubulären Hymenophors ($x = 0,2$ mm).

Die Oberflächenvergrößerung verhält sich umgekehrt proportional zum Kegeldurchmesser, wobei das Gesamtvolumen jeweils gleich bleibt. Trotz der unrealistisch gewählten Packungsdichten werden mit den vorhergehenden Strukturen vergleichbare Werte erst durch „haarfeine“ Stacheln erreicht. Einer solchen Optimierung sind durch den notwendigen Sicherheitsabstand rasch Grenzen gesetzt.

Ein Leistungsvergleich: Phylogenetische Aspekte

Die vorliegenden Daten machen eine Überlegenheit des lamellären Hymenophors deutlich. Durch die radiär-symmetrische Anordnung von Lamellen wird bei geringerem Materialaufwand (unter Einbeziehung einer vom Modell abweichenden Lamellenform) eine größere Oberfläche gewonnen als durch eine tubuläre Struktur. Letztere leistet wiederum weitaus mehr als ein hydroides Hymenophor (vgl. Abb. 8). Die den Optimierungsstrategien zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten weichen wesentlich voneinander ab. Während Tubuli einen optimalen Porendurchmesser anstreben, ist für die Lamellensymmetrie eine günstige Hut-/Stielrelation ausschlaggebend, wodurch der gesamte Fruchtkörperbau beeinflusst wird. So führt unserer Meinung nach eine solche Optimierung im Rahmen einer allgemeinen Reduktion sterilen Materials (z. B. dünnere Stiele) zur Ausbildung „freier“ oder von einem Kollarium ausgehender Lamellen. Das Hymenophor zieht sich vom Stiel zurück. REIJNDERS (1963): „The collarium of *Marasmius rotula* probably arises as a sterile emanation of the hymenophore.“

Einen wesentlichen Punkt im Leistungsvergleich stellt die Besetzung der verschiedenen hymenophoralen Oberflächen durch die Basidien dar. Von einem hypothetischen Mindestvolumen der Basidien ausgehend (Länge und Breite variabel), lassen sich ihre optimalen Abmessungen bezogen auf eine hohe Besetzungsquote in den Tubuli errechnen. Eine detaillierte Darstellung muß aus Platzgründen an anderer Stelle erfolgen. Es sei hier jedoch vorweggenommen, daß der durch die Krümmung verursachte Basidienverlust im Vergleich mit den ebenen Lamellenflächen in der Größenordnung von 30% liegt.

Auch eine vorsichtige Interpretation dieser Daten läßt den Schluß zu, daß sich die verschiedenen Hymenophortypen, zumindest in ihrer ausgeprägten Form, entwicklungsgeschichtlich weiter von-

einander entfernten als bisher angenommen wurde. Gegen diese Hypothese sprechen die zahlreich gefundenen Übergänge zwischen lamellären und tubulären (s. l.) Hymenophoren. So z. B. zwischen *Thaxterogaster* und *Cortinarius* (HORAK & MOSER, 1965) oder zwischen *Mycena* und *Poromyцена* (HEIM, 1948). Sucht man nach gemeinsamen Vorläuferformen der beiden Hymenophortypen, so scheint sich eine Lösung anzubieten:

Ausgehend von glatten Flächen entwickelt sich neben anderen Formen (BULLER, 1909: „Perhaps every possible means of economically increasing hymenial surface, consistent with the liberation of the spores, has been exhausted by them“) ein unregelmäßiges, aderig-anastomosierendes Hymenophor. In der Folge entstehen mehr oder weniger gleichzeitig „prä-tubuläre“ und „prälamelläre“ Strukturen, deren Differenzierung durch spezielle Selektionsdrucke vorangetrieben wird (z. B. ernährungsphysiologischer Wandel, Wasser-

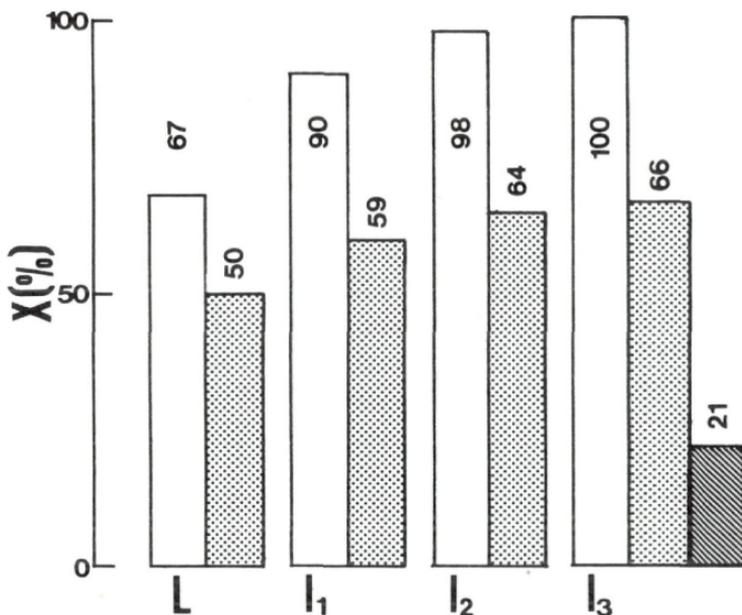


Abb. 8: Oberflächenvergrößerung der verschiedenen Lamellensysteme bei jeweils optimalem $b (= R/r)$. Im Vergleich hierzu die Leistung des tubulären Hymenophors bei optimalem Porendurchmesser (punktierte Flächen). Die schraffierte Fläche zeigt die Oberflächenvergrößerung des hydroiden Hymenophors (Kegeldurchmesser = 1 mm). Der Gegenüberstellung liegen jeweils gleiche Hutgrundflächen, Wand- bzw. Lamellenstärken und Hymenophorbreiten zugrunde ($l_3 = 100\%$).

haushalt). In einigen Formreihen der „true Agaricales“ führen ähnliche Selektionskriterien zur Reaktivierung der genetisch alten Information zum Bau von Anastomosen. Hut- und Stiefelfleisch werden reduziert und es bilden sich gastroid-secotoide Formen mit mehr oder weniger kammerigem Hymenophor.

Diskussion

Anhand theoretischer Modelle lamellärer, tubulärer und hydroider Symmetrien konnten grundlegende Strukturunterschiede gezeigt werden. Eine ökonomische Optimierung der Oberflächenvergrößerung scheint dem Lamellenhymenophor am besten gelungen zu sein. Weiters wurde auf den gegenseitigen Einfluß von Makro- und Mikrostrukturen im Zusammenhang mit dem Hymenium hingewiesen.

Inwieweit die Modellvorstellungen den realen Verhältnissen entsprechen, werden zukünftige Untersuchungen zeigen. Da das Hymenophor nur ein Teilsystem des Gesamtorganismus darstellt, muß die Erhaltung weniger leistungsfähiger bzw. ein Wechsel zu solchen Konstruktionen über den Wandel anderer Systemteile erklärt werden. So könnte z. B. die höhere Stabilität einer tubulären Wabenstruktur einen Selektionsvorteil darstellen (geringere Wandstärke; perennierende Aphylophorales).

Danksagung

Für zahlreiche Diskussionen und mathematische Hilfestellung bin ich Herrn Prof. Dr. J. KLIMA, Innsbruck, herzlichen Dank schuldig. Ebenso danke ich Herrn Dr. C. BAS, Leiden, und Herrn M. ENDERLE, Ulm, für wertvolle Anregungen sowie Herrn R. KAUFMANN, Innsbruck, für die Erstellung der Computerkurven.

Literatur

- BULLER, A. H. R. (1909). *Researches on Fungi*. Vol. I. – Longmans, Green and Co., London.
- GUTMAN, W. F. & BONIK, K. (1981). *Kritische Evolutionstheorie: Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen*. – Gerstenberg Verlag, Hildesheim, 227.
- HEIM, R. (1948). *Phylogeny and natural classification of macro-fungi*. – *Trans. Brit. Mycol. Soc.* XXX: 161–178.
- HORAK, E. & MOSER, M. (1965). *Fungi austroamerici XII: Studien zur Gattung *Thaxterogaster* SINGER*. – *Nova Hedwigia* 10: 211–241.
- NEUHOFF, W. (1952). *Das System der Blätterpilze*. – *Z. Pilzk.* 10: 1–21.
- REIJNDERS, A. F. M. (1963). *Les problèmes du développement des carpophores des Agaricales et de quelques groupes voisins*. – *Junk, Den Haag*, 412.
- SINGER, R. (1975). *The Agaricales in Modern Taxonomy*. 3rd. – *J. Cramer, Vaduz*, 912.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Pöder Reinhold

Artikel/Article: [Über Optimierungsstrategien des Basidionmycetenhymenophors: Morphologisch-phylogenetische Aspekte 240-251](#)